

**Untersuchungen zum Bruce-Effekt
bei der Wüstenrennmaus**

(*Meriones unguiculatus*)

Carmen Rohrbach

1980



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548319_0084

Untersuchungen zum Bruce-Effekt bei der

Wüstenrennmaus

(*Meriones unguiculatus*)

Dissertation

der Fakultät für Biologie

der Ludwig-Maximilian-Universität

München



vorgelegt von

Carmen Rohrbach

aus 85 Bischofswerda (DDR)

Januar 1980

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Wickler
2. Berichterstatter: Prof. Dr. Bruckmoser

Tag der mündlichen Prüfung: 20.3. 1980



INHALTSVERZEICHNIS

A.	EINLEITUNG	1- 3
B.	MATERIAL UND METHODEN	4- 6
1.	Versuchstiere	4
2.	Haltung	4
3.	Methode zur Feststellung einer Rückbildung	4- 6
C.	RÜCKBILDUNGSVERSUCHE	6-15
	D u r c h f ü h r u n g	6-12
I.	SOZIALE UMWELTVERÄNDERUNGEN	6-10
1.	Fremdes ♂	7
2.	Partner-♂ und fremdes ♂	8
3.	Bekanntes ♂	8
4.	Nach der Kopulation des ♀ mit dem fremden ♂ kommt das Partner-♂ zurück	8- 9
5.	Fremdes ♀	9
6.	Bekanntes ♀	9-10
7.	Gerbillus perpallidus-♂	10
II.	NICHTSOZIALE UMWELTVERÄNDERUNGEN	10-12
1.	Wassermangel	10
2.	Kälte	11
3.	Käfigverkleinerung	11
4.	Neuer Käfig	11
5.	Neuer und kleinerer Käfig	11
6.	Neuer und größerer Käfig	12
7.	Käfigverkleinerung und Partner-♂	12
	Ü b e r s i c h t ü b e r d i e	
	E r g e b n i s s e	12-15
D.	UNTERSCHIEDE ZWISCHEN DEN RÜCKBILDUNGEN DURCH SOZIALE ODER NICHTSOZIALE UMWELT- FAKTOREN	16-22
1.	Zeitspanne zwischen Rückbildung und nächstem Wurf	16-17

2. Rückbildungsursache und Wurfstärke	18
3. Scharaktivität während der Rückbildungsversuche	19-20
4. Der Prolactinspiegel zurückbildender ♀♀	21-22
 E. EINFLUSS FREMDER ♂♂ AUF JUNGE UND SÄUGENDE ♀♀	 23-27
1. Verhindert ein fremdes ♂ die Implantation bei einem säugenden ♀ ?	23
2. Töten fremde ♂♂ Junge ?	23-24
3. Einfluß fremder ♂♂ auf Junge bei Anwesenheit der Mutter	24-25
4. Einfluß fremder ♂♂ hinter einer Trennwand	26-27
 F. DISKUSSION	 28-31
 G. ZUSAMMENFASSUNG	 32
 DANKSAGUNG	 33
 H. LITERATURVERZEICHNIS	 34-41

A. EINLEITUNG

Wie BRUCE 1959 entdeckte, wird durch Anwesenheit eines fremden Mäuse-♂ die Trächtigkeit bei einem gerade gedeckten ♀ verhindert (BRUCE-EFFEKT). Das ♀ kommt nach 4-5 Tagen wieder in Östrus. Ein direkter Kontakt des ♀ zu dem fremden ♂ ist dazu nicht notwendig (BRUCE 1961). Es genügt, das ♀ in einen Käfig zu setzen, in dem sich vorher ein fremdes ♂ aufgehalten hat. Ebenso verhindert der Urin des ♂ die Trächtigkeit (DOMINIC 1964, 1965, 1966 a). Das deutete daraufhin, daß der Geruch des ♂ das ♀ beeinflusst. ♀♀ mit entfernten Lobus olfactorius reagierten nicht auf den Geruch fremder ♂♂ (BRUCE 1961).

Wie schon durch andere Untersuchungen gezeigt, greifen Geruchsstoffe entscheidend in den Fortpflanzungsprozeß bei Nagern ein (BRONSON und CHAPMAN 1968; LEE und BOOT 1955, 1965; WHITTEN 1956, 1957, 1959; WHITTEN und BRONSON 1958). Hält man zum Beispiel Labormäuse in "nur-♀♀-Gruppen", so setzt der Östruszyklus aus (LEE-BOOT-EFFEKT); aber durch den Geruch eines ♂ kommen diese ♀♀ wieder in Östrus (WHITTEN-EFFEKT).

Beim Bruce-Effekt wirkt der Geruch fremder ♂♂ hemmend auf die Funktion der Adenohypophyse. Sie schütet kein oder zu wenig Luteotrophin (LTH) aus. Der Gelbkörper bildet sich zurück, und die Einnistung des Eies in die Uteruswand ist verhindert. Hat sich das Ei aber schon ca. 5-7 Tage nach der Kopulation in den Uterus eingenistet und ist der Gelbkörper etabliert, kann ein fremdes ♂ keinen Einfluß mehr auf die Trächtigkeit ausüben (BRUCE 1960 a, b, 1962; BRUCE und PARKES 1960, 1965; CHAPMAN et al 1970; PARKES 1960; PARKES und BRUCE 1961). Ebenso bleibt die Wirkung des ♂ aus, wenn dem Mäuse-♀ Progesteron, Prolactin, Reserpin, LTH oder Hypophysenextrakt appliziert wurde (DOMINIC 1966 a, b, 1967).

Der Bruce-Effekt wurde vorwiegend an ingezüchteten Labormausstämmen (*Mus musculus domesticus*) untersucht

(BLOCH und WYSS 1973; BRUCE 1959, 1960 a; BRUCE und PARROT 1960; GODOWICZ 1970). Nachgewiesen ist er ferner bei vier wildlebenden Arten: Hausmaus (*Mus musculus*), Hirschmaus (*Peromyscus maniculatus*), Pennsylvanische Wühlmaus (*Microtus pennsylvanicus*) und Feldmaus (*Microtus agrestis*) (BRONSON und ELEFThERIOU 1963; BRONSON et al. 1964, 1969; CHIPMAN und FOX 1966; CLULOW und CLARKE 1968; CLULOW und LANGFORD 1971; ELEFThERIOU et al. 1962; MALLORY und CLULOW 1977; MILLIGAN 1967; TERMAN 1969). In der vorliegenden Arbeit soll geprüft werden, ob auch bei der Wüstenrennmaus (*Meriones unguiculatus*) der Effekt vorhanden ist.

Die Sozialstruktur von *Meriones* unterscheidet sich von der aller bisher untersuchten Arten: Hausmäuse leben in großen sozialen Verbänden. Alle erwachsenen Tiere der Gruppe pflanzen sich fort, aber es existieren keine festen Partnerbindungen. Unter den ♂ besteht eine Dominanzordnung. Dominante ♂ haben bessere Fortpflanzungschancen als subdominante (BROWN 1953; CROWCROFT und ROWE 1963). Die drei anderen Arten leben entweder solitär oder bei hoher Populationsdichte ebenfalls in größeren Verbänden (EIBL-EIBESFELDT 1956; FAIRBAIRN 1978; FRANK 1953, 1956; HEALEY 1967; TERMAN 1969). Das Sozialverhalten von *Meriones unguiculatus*, die in der Mongolei leben, wurde im Freiland nicht beobachtet. Aber Ausgrabungen der Baue deuten darauf hin, daß die Tiere monogam sind (ALLEN 1940; BANNIKOV 1954; TANIMOTO 1943; WALKERS 1975). In Gefangenschaft unter halbnatürlichen Bedingungen aber lebten die Tiere in kleinen Familiengruppen (ÄGREN 1976; FIEDLER 1963; SEIBT pers. Mittl. ROPER et al. 1978). Nur immer ein ♀, das Mutter- oder Stamm-♀, pflanzt sich fort. Es paaren sich jedoch alle adulten ♂ mit diesem ♀. Nach GALLUP und WAITE (1970) und HEISLER (1979) hat kein ♂ gegenüber den anderen einen Paarungsvorteil. Das Territorium verteidigen alle adulten Familienmitglieder äußerst heftig gegen fremde Artgenossen beiderlei Geschlechts (GINSBURG und BRAUD 1970; GINSBURG 1971; THIESSEN und DAWBER 1972; THIESSEN und YAHN 1977).

Da Vorversuche mit *Meriones* positiv ausfielen, gehen die Untersuchungen noch einige Schritte weiter. Unbeantwortet ist bislang die Frage nach der biologischen Bedeutung des im Bruce-Effekt sichtbaren Einflusses der ♂♂ auf die ♀♀. DAWKINS (1976) und WICKLER und SEIBT (1977) interpretierten den Bruce-Effekt als evolutiv vorteilhaft für die fremden ♂♂. Das ♂, das die Trächtigkeit verhindert, kann sich früher mit dem ♀ paaren. Unter eben diesem Gesichtspunkt deutete man auch das Kindertöten bei Löwen und Primaten (ANGST und THOMMEN 1977; BERTRAM 1973, 1975, 1976; BYGOTT 1972; COLLIAS und SOUTWICK 1952; FOSSEY 1976; GOODALL 1977; HRDY 1974, 1976, 1977; MOHNOT 1967; RUDRAN 1973 a, b; SCHALLER 1972; STRUHSAKER 1977; SYGIAMA 1965, 1967). Unklar ist jedoch, warum das Mäuse-♀ auf den Geruch eines fremden ♂ reagiert. Ist diese Reaktion des ♀ ein Fehler oder evolutiv sinnvoll? Jedes ♀, das sich nicht von einem ♂ beeinflussen ließe, könnte mehr Nachkommen haben. Bisher wurde die Frage, warum sich das ♀ von dem ♂ beeinflussen läßt, nicht gestellt.

In der vorliegenden Arbeit soll an *Meriones unguiculatus* eine Antwort gesucht werden. Um die biologische Bedeutung des Effektes zu finden, müssen aber zuerst die Bedingungen geklärt werden, unter denen die ♀♀ nicht implantieren. Bei der besonders starken innerartlichen Aggression können *Meriones*-♀♀ mit fremden ♂♂ überhaupt erst in Berührung kommen, wenn die sehr feste Familien- oder Paareinheit zerstört oder verändert wird. Eine solche Störung ist zum Beispiel gegeben beim Eindringen fremder Artgenossen in das Territorium, oder wenn die Tiere durch bestimmte Umwelteinflüsse zum Auswandern gezwungen sind. Es wird deshalb, abweichend von den meisten früheren Untersuchungen, das ♀ nicht nur mit fremden ♂♂ konfrontiert, sondern auch die Reaktion auf soziale und nichtsoziale Veränderungen, die sich möglicherweise in der natürlichen Umwelt ereignen können, geprüft.

B. MATERIAL UND METHODEN

1. Versuchstiere

Als Versuchstiere standen Wüstenrennmäuse zur Verfügung, die seit 1974 an unserem Institut gezüchtet werden. Mitarbeiter des Senckenbergmuseums und Dr. C. CLAUDE vom Zoologischen Museum der Universität Zürich bestimmten die Tiere als *Meriones unguiculatus*.

2. Haltung

Makrolonkäfige dienten als Versuchs-, Haltungs- und Zuchtbehälter.

Typ A 50 x 35 x 20 cm

Typ B 30 x 15 x 13 cm

Jeweils vor dem Einsetzen eines Paares wurden die Käfige mit einer 10 % - Sagrotanlösung ausgewaschen und mit einer ca. 3 cm dicken Schicht frischer Sägespäne angefüllt. Nach Abschluß jedes einzelnen Versuches und der Kontrollen kam neue Einstreu in den Käfig. Als Unterschlupf für die Mäuse diente ein halbiertes Blumentopf.

Die Temperatur des Versuchsraumes betrug konstant 20-22 °C. Den 12:12 stündigen Hell-Dunkel-Rhythmus regelte eine Zeitschaltuhr.

Täglich erhielten die Tiere eine Trockenfuttermischung: Hundeflocken, Sonnenblumenkerne, Kaninchenfutter (Vita-kraft) ad lib. ; außerdem einmal wöchentlich frischen grünen Salat, Äpfel und Mohrrüben. Wasser stand in den handelsüblichen Tränkflaschen zur Verfügung.

3. Methode zur Feststellung einer Rückbildung

Die Rückbildung der Trächtigkeit ist bei einem Mäuse-♀ daran zu erkennen, daß es nach 4-5 Tagen wieder in Östrus kommt. Aber äußere Östrusanzeichen, wie Schwellung und Rötung des Vaginaleinganges, sind variabel und

unzuverlässig. Eine sichere Methode, den Östrus zu erkennen, ist der Vaginalabstrich: Wenn der Östrus stattgefunden hat, ohne daß eine Befruchtung erfolgte, findet man ca. 24 Stunden nach der Ovulation im Abstrich verhornte abgestoßene Epithelzellen, die Schollen. Da die Schollen nur nach der Ovulation auftreten, zeigen sie zuverlässig einen vorausgegangenen Östrus an. Die Abstrichmethode ermöglicht aber auch, den Östrus einen Tag vorauszusagen. Vor jeder Ovulation befinden sich im Abstrich nur noch Epithelzellen, während die Leukozyten fehlen (ALLEN 1922; BALLIN und GASSER 1942; BARFIELD und BEEMAN 1968; KÖNIGSTEIN 1907; MARSDON und CHANG 1966).

Der Östrus bleibt außer bei Trächtigkeit auch bei ♀♀ aus, die eine verlängerte Lutealphase haben. Solche ♀♀ nennt man pseudoträchtig (LONG und EVANS 1922). Der Gelbkörper wird nicht zurückgebildet, wie das normalerweise nach einer Ovulation ohne Befruchtung der Fall wäre. Pseudoträchtigkeit kann entstehen durch Paarung mit einem nicht zeugungsfähigen ♂, ferner bei ♀♀, die in größeren Gruppen gehalten werden (LEE-BOOTEFFEKT), und ohne erkennbare Ursache bei alten ♀♀ (SALZMAN 1963 a, b). Pseudoträchtige ♀♀ können von den wirklich trächtigen mittels der Ausstrichmethode nicht unterschieden werden.

Durchführung: Die Vaginalabstriche erfolgten nach einer Methode von STOCKHARD et al. (1917) und LONG und EVANS (1922): Mit einer Pipette wird ein Tropfen (ca. 0,25 ml) einer 0,85 % NaCl-Lösung in die Vaginalöffnung appliziert. Die eingespritzte Flüssigkeit, die nun Zellmaterial aus dem Vaginallumen enthält, zieht man mit der Pipette sofort wieder auf. Nachdem der Tropfen auf einem Objektträger ausgestrichen und luftgetrocknet ist, erfolgt die Anfärbung mit Methylblau.

Bei allen Versuchs- und Kontrolltieren wurde der Ab-

strich täglich zwischen 8-9 Uhr abgenommen.

C. RÜCKBILDUNGSVERSUCHE

D u r c h f ü h r u n g

I. SOZIALE UMWELTVERÄNDERUNGEN

Allgemeines: Nachdem die Jungtiere 20-30 Tage alt waren, wurden sie paarweise in Käfige vom Typ A gesetzt. Ein Aluminiumblech, das ca. 3 mm große Bohrungen für den Luftaustausch besaß, trennte den Käfig in zwei gleich große Abteile. In einem Abteil befand sich das Paar. Das andere Abteil blieb vorerst leer. Die Experimente begannen mit Eintritt der Geschlechtsreife (im Alter von ca. 90-120 Tagen), wenn bei den ♀♀ die Vaginalöffnung aufbrach und der erste Östrus auftrat. Ob die darauffolgende Kopulation erfolgreich war, zeigte sich durch die erste Geburt. Erst nach diesem Wurf fanden die Versuche statt. Es sollte sichergestellt sein, daß die Tiere überhaupt fruchtbar waren. Jeder Versuch begann ca. 12 Stunden nach einer Kopulation (im post-partum-Östrus). Die vorher geborenen Jungen wurden sofort aus dem Käfig herausgenommen.

Abbildung 1 gibt eine Übersicht über Haltungs-, Versuchs- und Kontrollbedingungen aller beschriebenen Rückbildungsversuche. In jeder Zeile ist dargestellt, wie die ♀♀ für einen bestimmten Versuchstyp vorher gehalten wurden, mit wem sie sich paarten und welcher Test- und Kontrollbedingung sie ausgesetzt waren.

Zum Beispiel erste Zeile, Nr. I 1. Haltung: ♀ zusammen mit dem Partner-♂ in einem Abteil des Käfig-Typ A; Kopulation: Mit dem Partner-♂; Test: Partner-♂ entfernt, ♀ blieb allein im gleichen Abteil, in das bisher leere Nebenabteil kam ein fremdes ♂; Kontrolle I: ♀ blieb allein im Abteil, Nebenabteil leer; Kontrolle II: ♀ allein im Abteil, Partner-♂ im Nebenabteil.

Versuch Nr.	Haltung	Kopulation	Test	Kontrolle I	Kontrolle II																				
I 1	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>F♂</td><td></td></tr></table>	♀		F♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td></tr></table>	♀				<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td>P♂</td></tr></table>	♀			P♂
♀																									
P♂																									
♀																									
P♂																									
♀																									
F♂																									
♀																									
♀																									
	P♂																								
I 2	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td>F♂</td></tr></table>	♀		P♂	F♂	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂						
♀																									
P♂																									
♀																									
P♂																									
♀																									
P♂	F♂																								
♀																									
P♂																									
I 3	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr><tr><td>B♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		B♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>B♂</td><td></td></tr></table>	♀		B♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td></tr></table>	♀								
♀P♂																									
B♂																									
♀																									
P♂																									
♀																									
B♂																									
♀																									
I 4	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>F♂</td><td></td></tr></table>	♀		F♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td></tr></table>	♀				<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td>F♂</td></tr></table>	♀			F♂
♀																									
P♂																									
♀																									
F♂																									
♀																									
P♂																									
♀																									
♀																									
	F♂																								
I 5	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>F♀</td><td></td></tr></table>	♀		F♀		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td></tr></table>	♀								
♀																									
P♂																									
♀																									
P♂																									
♀																									
F♀																									
♀																									
I 6	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr><tr><td>B♀</td><td></td></tr></table>	♀P♂		B♀		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>B♀</td><td></td></tr></table>	♀		B♀		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td></tr></table>	♀								
♀P♂																									
B♀																									
♀																									
P♂																									
♀																									
B♀																									
♀																									
I 7	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>P♂</td><td></td></tr></table>	♀		P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td>G♂</td><td></td></tr></table>	♀		G♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td></tr></table>	♀								
♀																									
P♂																									
♀																									
P♂																									
♀																									
G♂																									
♀																									
II 1	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀</td><td>ohne H₂O</td></tr></table>	♀	ohne H ₂ O	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀														
♀P♂																									
♀P♂																									
♀	ohne H ₂ O																								
♀																									
II 2	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀</td><td>+5°C</td></tr></table>	♀	+5°C	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀														
♀P♂																									
♀P♂																									
♀	+5°C																								
♀																									
II 3	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀		<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀														
♀P♂																									
♀P♂																									
♀																									
♀																									
II 4	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀</td><td>Käfig neu</td></tr></table>	♀	Käfig neu	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀														
♀P♂																									
♀P♂																									
♀	Käfig neu																								
♀																									
II 5	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀</td><td>Käfig neu</td></tr></table>	♀	Käfig neu	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀														
♀P♂																									
♀P♂																									
♀	Käfig neu																								
♀																									
II 6	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀</td><td>Käfig neu</td></tr></table>	♀	Käfig neu	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀														
♀P♂																									
♀P♂																									
♀	Käfig neu																								
♀																									
II 7	<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀P♂</td><td></td></tr></table>	♀P♂		<table><tr><td>♀</td><td>P♂</td></tr></table>	♀	P♂	<table><tr><td>♀</td><td></td></tr></table>	♀														
♀P♂																									
♀P♂																									
♀	P♂																								
♀																									

--	--

 Käfig Typ A
ohne Trennwand

--	--

 Käfig Typ A
mit Trennwand

--	--

 Käfig Typ B
ohne Trennwand

--	--

 Käfig Typ B
mit Trennwand

♀ Versuchs-♀

P♂ Partner-♂

F♂ fremdes ♂

B♂ bekanntes ♂

B♀ bekanntes ♀

G♂ Gerbillus perpallidus-♂

Abb. 1

Haltungs- Versuchs- und Kontrollbedingungen aller
beschriebenen Rückbildungsversuche

Die Zeitdauer für Kontrolle und Test betrug immer 10 Tage. Während dieser Zeit entnahm ich von allen ♀♀ Abstriche. Für die Kontrollen wurden die gleichen ♀♀ benutzt wie für die Versuche.

Verwendete Symbole:

P♂ = Partner-♂, das mit dem ♀ seit der Entwöhnung den gleichen Käfig bewohnte und das auch der Paarungs-Partner des ♀ sein kann.

F♂ = Fremdes-♂, das mit dem ♀ vor dem Versuch noch nie Kontakt hatte, dessen Käfig sich aber im gleichen Raum befand.

B♂ = Bekanntes ♂, das mit dem ♀ und dem Partner-♂ den gleichen Käfig bewohnte, sich aber nie mit dem ♀ gepaart hat.

G♂ = Gerbillus perpallidus-♂

F♀ = Fremdes ♀, das mit dem Versuchs-♀ noch nie Kontakt hatte, dessen Käfig sich aber im gleichen Raum befand.

B♀ = Bekanntes ♀, das mit dem ♀ und dem Partner-♂ den gleichen Käfig bewohnte.

Zur statistischen Absicherung aller Daten wurde der Fisher exakt probability test (SIEGEL 1956) benutzt.

1. Versuch I 1: Fremdes ♂

Das P♂ wurde aus dem Käfig herausgenommen. In das leere Nebenabteil kam ein F♂. Bei der Kontrolle I blieb das Nebenabteil leer. Bei Kontrolle II befand sich das P♂ im Nebenabteil.

Ergebnis: In 26 von 31 Versuchen implantierten die ♀♀ nicht, wenn sich im Nebenabteil ein F♂ befand. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 40 ♀♀ implantierten ($p < 0,001$).

Dieser Versuch zeigte, daß auch bei Meriones durch ein F♂ die Trächtigkeit verhindert werden kann und bildete die Voraussetzung zu den folgenden Versuchen.

2. Versuch I 2: Partner-♂ und Fremdes-♂

Das F♂ blieb beim ♀. in das Nebenabteil kam ein F♂. Beim Kontrollversuch war das Nebenabteil leer.

Ergebnis: 13 von 20 ♀♀ implantierten nicht, wenn das F♂ beim ♀ blieb und ein F♂ in das Nebenabteil kam. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 20 ♀♀ implantierten ($p < 0,001$). Das F♂ verhinderte also auch, wenn das F♂ beim ♀ blieb die Trächtigkeit. Eine schützende Wirkung des F♂ war nicht signifikant nachzuweisen. Jedoch war der Prozentsatz der Rückbildungen in diesen Versuchen geringer als wenn das F♂ nicht anwesend war.

3. Versuch I 3: Bekanntes ♂

Das ♀ lebte mit zwei ♂♂ (F♂ und B♂) zusammen. Vor dem Östrus des ♀ kam das B♂ in einen anderen Käfig. Das ♀ kopulierte mit dem F♂. Danach wurde das F♂ entfernt und das B♂ in das Abteil neben das ♀ gesetzt. Beim Kontrollversuch blieb das Nebenabteil leer.

Ergebnis: Alle 10 ♀♀ implantierten in diesem Versuch ebenso wie in den Kontrollen. Auf bekannte ♂♂, die zur Familieneinheit gehören reagiert das ♀ also nicht.

4. Versuch I 4: Nach der Kopulation des ♀ mit einem fremden ♂ kommt das Partner-♂ zurück

Erst wenn sich das ♀ im Östrus befand, wurde das F♂ entfernt und ein F♂ zu dem ♀ in das gleiche Käfigabteil gesetzt. Das ♀ ist zu diesem Zeitpunkt nicht aggressiv gegen F♂♂. Das ♀ paarte sich mit dem F♂. Danach kam das F♀ wieder heraus und das F♂ in das bisher leere Neben-

abteil. Bei Kontrolle I blieb das Abteil neben dem ♀ leer. Bei Kontrolle II befand sich das ♂, mit dem das ♀ kopuliert hatte, im Nebenabteil.

Ergebnis: 15 von 20 ♀♀ implantierten bei diesem Versuch nicht. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen ($p < 0,01$). Bei Kontrolle I implantierte 1 von 20 ♀♀ nicht. Bei Kontrolle II implantierten 2 von 20 ♀♀ nicht.

Das Resultat war nicht signifikant verschieden von den Versuchen I 1 und I 2 ($p > 0,05$). Also kann ein bekanntes ♂ das ♀ doch beeinflussen, dann nämlich, wenn das ♀ sich mit einem ♂ gepaart hatte.

5. Versuch I 5: Fremdes ♀

Nachdem das ♂ entfernt war, kam in das Nebenabteil ein F♀. Die F♀ waren selbst nicht trächtig, sondern zeigten einen normalen Östruszyklus. Später durchgeführte Experimente mit adulten ♀♀ in verschiedenen Phasen ihres reproduktiven Zustandes zeigten, daß dieser keinen Einfluß hat. Die 21 Versuche wurden mit 19 ♀♀ durchgeführt; 2 ♀♀ fanden je zweimal für den Versuch Verwendung.

Ergebnis: 19 von 20 ♀♀ implantierten nicht, wenn sich im Nebenabteil ein F♀ befand. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 20 ♀♀ implantierten ($p < 0,001$).

Der implantationsverhindernde Einfluß der F♀ war nicht von dem der F♂ zu unterscheiden.

6. Versuch I 6: Bekanntes ♀

Das ♀ lebte mit dem ♂ und dem B♀ zusammen. Vor dem Östrus des ♀ kam das B♀ in einen anderen Käfig. Nach der Paarung wurde das ♂ herausgenommen und das B♀ in das Abteil neben das ♀ gesetzt. Beim Kontrollversuch

blieb das Nebenabteil leer.

Ergebnis: Alle 10 ♀♀ implantierten im Test ebenso wie bei den Kontrollen. Bekannte ♀♀ hatten also wie bekannte ♂♂ keinen Einfluß.

7. Versuch I 7: Gerbillus perpallidus-♂

In das Nebenabteil des ♀-Käfigs kam ein ♂ von Gerbillus perpallidus. Bei der Kontrolle blieb das Nebenabteil leer.

Ergebnis: Alle 10 ♀♀ implantierten beim Versuch wie bei den Kontrollen. Das ♂ einer anderen Art (Gerbillus perpallidus) verhinderte die Trächtigkeit nicht.

II. NICHTSOZIALE UMWELTVERÄNDERUNGEN

Meriones-♀♀ kommen mit dem Geruch fremder Artgenossen erst in Berührung, wenn die festgefügte Familieneinheit gestört ist. Eine solche Störung kann auch durch Veränderung der physikalischen Umwelt hervorgerufen werden. Es sollte deshalb geprüft werden, wie nicht-soziale Faktoren auf die Implantation wirken.

Allgemeines: Abweichend von den vorhergehenden Versuchen wurden Käfige des Typ B verwendet; außerdem war vor Beginn eines Experimentes nie eine Trennwand im Käfig.

1. Versuch II 1: Wassermangel

Das ♀ bekam 10 Tage lang kein Wasser, und Obst und Salat erst ab dem 5. Tag wieder. Bei der Kontrolle konnte das ♀ weiterhin Wasser trinken.

Ergebnis: Alle 10 ♀♀ implantierten beim Versuch wie bei den Kontrollen. Wassermangel verhinderte nicht die Trächtigkeit.

2. Versuch II 2: Kälte

Das P♂ kam in einen anderen Käfig. Das ♀ im alten Käfig befand sich 5 Tage lang in einer Klimakammer bei 5 °C. Beim Kontrollversuch stand der Käfig mit dem ♀ im Raum bei konstanter Temperatur.

Ergebnis: 6 von 20 ♀♀ implantierten bei Kälte nicht. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 20 ♀♀ implantierten ($p < 0,01$).

3. Versuch II 3: Käfigverkleinerung

Das P♂ wurde entfernt und der Käfig durch eine Trennwand halbiert. Beim Kontrollversuch blieb das ♀ allein im unveränderten Käfig.

Ergebnis: 4 von 20 ♀♀ implantierten bei diesem Versuch nicht. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 20 ♀♀ implantierten ($p < 0,05$).

4. Versuch II 4: Neuer Käfig

Das ♀ kam in einen gleich großen Käfig, der vorher mit 10 % Sagrotan ausgewaschen war. Bei den Kontrollen befand sich das ♀ allein im unveränderten Käfig.

Ergebnis: 4 von 20 ♀♀ implantierten bei einem neuen Käfig nicht. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 20 ♀♀ implantierten ($p < 0,05$).

5. Versuch II 5: Neuer und kleinerer Käfig

Das ♀ wurde in einen neuen, mit einer Trennwand halbierten Käfig gesetzt. Bei der Kontrolle war das ♀ allein im unveränderten Käfig.

Ergebnis: 10 von 20 ♀♀ implantierten in diesem Versuch nicht, während alle 20 Kontroll-♀♀ trächtig

blieben ($p < 0,001$). Das Ergebnis war signifikant geringer als bei den Versuchen mit F σ und F φ (I 1 und I 5) ($p < 0,05$). Jedoch war der Prozentsatz der Rückbildungen nicht signifikant verschieden von den Versuchen I 2 und I 4. Es ist also möglich durch Kombination zweier Faktoren (neuer und kleinerer Käfig) die Wirkung auf das φ zu erhöhen.

6. Versuch II 6: Neuer und größerer Käfig

Das φ kam in einen neuen und größeren Käfig (Typ A). Bei der Kontrolle blieb das φ allein im alten Käfig.

Ergebnis: 4 von 20 $\varphi\varphi$ implantierten nicht. Das Ergebnis war signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 20 $\varphi\varphi$ implantierten ($p < 0,05$). Auf einen vergrößerten und neuen Käfig reagierten die $\varphi\varphi$ nicht anders als auf einen gleich großen und neuen Käfig.

7. Versuch II 7: Käfigverkleinerung und Partner- σ

Das F σ blieb beim φ . Der Käfig wurde durch eine Trennwand halbiert. In der Kontrolle blieb das Paar im unveränderten Käfig zusammen.

Ergebnis: 3 der 20 $\varphi\varphi$ implantierten nicht. Das Ergebnis war nicht signifikant verschieden von den Kontrollen, bei denen alle 20 $\varphi\varphi$ implantierten ($p > 0,05$). Das könnte darauf hindeuten, daß ein sozialer Faktor einen nichtsozialen kompensieren kann. Jedoch war der Unterschied zu allen nichtsozialen Rückbildungsversuchen ohne sozialen Faktor (außer bei der Kombination neuer und kleiner Käfig) nicht signifikant ($p > 0,05$).

Übersicht über die Ergebnisse

In Tabelle 1 findet man alle Angaben über die Anzahl der Versuche, der Kontrollen und der Test- $\varphi\varphi$, sowie die Anzahl und Prozentsätze der $\varphi\varphi$, die nicht implan-

tierten.

In Abbildung 2 sind alle Versuchsergebnisse graphisch dargestellt.

Für Abbildung 3 wurden alle Ergebnisse gegeneinander und gegen die Kontrollen auf Signifikanz getestet (Fisher exact probability test, SIEGEL 1956).

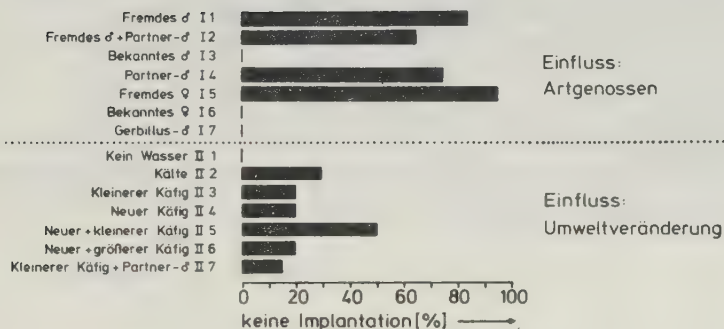


Abb. 2

Prozentsatz der Rückbildungen bei allen durchgeführten Versuchen

Einfluss	Vers. Nr.	Versuch			Kontrolle I (II)		
		Test- ♀♀ n	Versuche n	keine Impl. n	Kontroll- ♀♀ n	keine Impl. n	%
Fremdes ♂ I 1		20	31	26	20 (20)	0 (0)	0 (0)
Fremdes ♂ + Partner-♂ I 2		20	20	13	20	0	0
Bekanntes ♂ I 3		10	10	0	10	0	0
Partner-♂ I 4		20	20	15	20 (20)	1 (2)	5 (10)
Fremdes ♀ I 5		19	21	20	20	0	0
Bekanntes ♀ I 6		10	10	0	10	0	0
Gerbillus-♂ I 7		10	10	0	10	0	0
Kein Wasser II 1		10	10	0	10	0	0
Kälte II 2		20	20	6	20	0	0
Kleinerer Käfig II 3		20	20	4	20	0	0
Neuer Käfig II 4		20	20	4	20	0	0
Neuer + kleinerer Käfig II 5		20	20	10	20	0	0
Neuer + größerer Käfig II 6		20	20	4	20	0	0
Kleinerer Käfig + Partner-♂ II 7		20	20	3	20	0	0

Tab. 1

Übersicht über Anzahl der Versuche, Kontrollen und Test-♀♀ und Prozentsatz der ♀♀, die nicht implantierten.

D. UNTERSCHIEDE ZWISCHEN DEN RÜCKBILDUNGEN DURCH SOZIALE ODER NICHTSOZIALE UMWELTVERÄNDERUNGEN

Bei den Rückbildungsversuchen ergab sich, daß sowohl soziale als auch nichtsoziale Faktoren die Implantation bei einem Meriones-♀ verhindern können. Aber alle nichtsozialen Veränderungen bewirkten eine signifikant niedrigere Rückbildungsrate als soziale Versuche (I 1 und I 5).

Gibt es neben der Rückbildungsrate noch andere unterschiedliche Reaktionen der ♀♀ bei den beiden Faktorengruppen?

1. Zeitspanne zwischen Rückbildung und nächstem Wurf

Es fiel auf, daß die ♀♀ nach den einzelnen Versuchen unterschiedlich lange Zeit bis zum nächsten Wurf brauchten. Hängt die Zeitspanne zwischen Rückbildung und neuem Wurf davon ab, durch welche Bedingung das ♀ zur Rückbildung veranlaßt worden war?

Durchführung: Die Versuche: I 1-7 und II 1-7 dauerten 10 Tage. Danach kamen alle ♀♀ wieder mit ihrem P♂ zusammen. Bei den ♀♀, die nicht implantiert hatten, wurde die Zeit, die vom Zusammensetzen mit dem P♂ bis zum neuen Wurf verging, festgestellt.

Ergebnis: Wie Abbildung 4 zeigt, hing der Zeitpunkt des neuen Wurfes davon ab, welcher Versuchsbedingung das ♀ vorher ausgesetzt war. Wenn das ♀ durch Gegenwart von Artgenossen zurückgebildet hatte, folgte der nächste Wurf nach 24-34 Tagen. Das bedeutet, daß das ♀ nach der Rückbildung sofort wieder paarungsbereit war.

Wenn das ♀ durch Umweltveränderung nicht implantierte, folgte der nächste Wurf nach 26-110 Tagen. Das heißt, von wenigen Ausnahmen abgesehen (2 ♀♀) brauchten alle ♀♀ mehrere Wochen, bis sie wieder warfen.

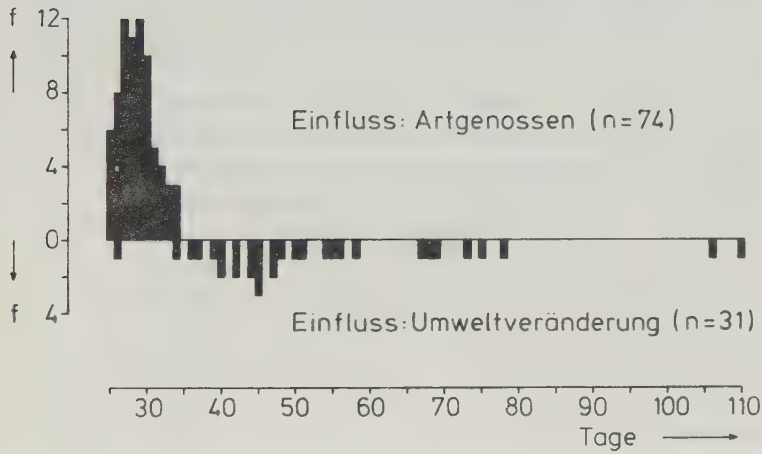


Abb. 4

Zeitpunkt des nächsten Wurfes nach einer Rückbildung
wenn die ♀♀ durch Artgenossen oder durch Umweltverän-
derung beeinflusst worden waren.

f = Anzahl der Würfe

2. Rückbildungsursache und Wurfstärke

Beeinflußt eine vorangegangene Rückbildung die Stärke des nächstfolgenden Wurfes? Wenn ja, haben dann die Faktoren, die zur Rückbildung führten, unterschiedliche Wirkung auf den nächsten Wurf?

Durchführung: Die Anzahl der Jungen im nächsten Wurf nach einer Rückbildung wurden festgestellt und mit der Wurfgröße der Kontroll-♀♀ (keine Rückbildung vorher) verglichen. Zur statistischen Absicherung wurde der $K \cdot 2$ - Felder χ^2 -Test (SACHS 1978) verwendet.

Ergebnis: Wie Abbildung 5 zeigt, war nach Trächtigkeitsausfall durch nichtsoziale Faktoren die Wurfstärke signifikant kleiner als bei den Kontrollen ($p < 0,05$). Rückbildungen durch Artgenossen dagegen veränderte die Jungenanzahl im Vergleich zu den Kontrollen nicht ($p > 0,05$).

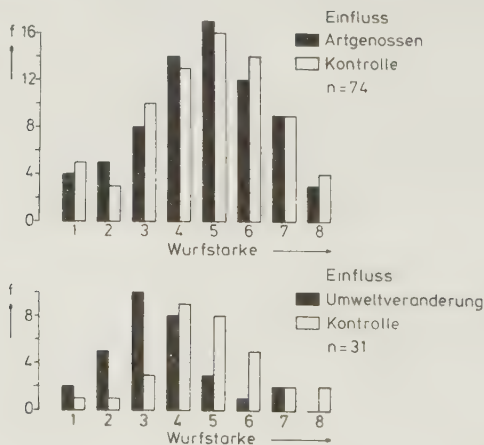


Abb. 5

Stärke des nächsten Wurfes nach einer Rückbildung, wenn die ♀♀ durch Artgenossen (oben) oder durch Umweltveränderung (unten) beeinflußt worden waren.

f = Anzahl der Würfe

3. Scharraktivität während der Rückbildungsversuche

Bei der Beobachtung der ♀♀ während der Versuche zeigte sich, daß sie unterschiedlich häufig an den Käfigwänden und -ecken mit den Vorderpfoten scharrten. Diese Scharraktivität wurde in Hinsicht auf Unterschiede zwischen folgenden Bedingungen gemessen:

1. Versuchs- und Kontroll-♀♀
2. ♀♀, die unter den Versuchsbedingungen zurückbildeten oder nicht zurückbildeten.
3. ♀♀, die weder bei sozialen- noch bei nicht-sozialen Faktoren implantierten.

Durchführung: 75 ♀♀, mit denen die Versuche I 1, 2, 4, 5 und II 3-7 durchgeführt wurden, und 5 Kontroll-♀♀ beobachtete ich vom 1.-5. Versuchstag jeweils 30 min/Tag. Die Uhrzeit war bei allen Beobachtungen gleich. Registriert wurde das Scharren, ein Kratzen mit den Vorderpfoten an den Käfigwänden, als Prozentsatz der 10 sec -Intervalle, in denen das ♀ mindestens 5 sec. gescharrt hatte. Zur statistischen Absicherung der Daten wurde der F-Test (SIEGEL 1956) benutzt.

Ergebnis: Wie aus Abbildung 6 zu entnehmen ist, scharrten Versuchs- und Kontrolltiere unterschiedlich viel. Die Scharrhäufigkeit war bei allen Versuchs-♀♀ bis zum 4-5. Tag signifikant höher als bei den Kontroll-♀♀ ($p < 0,01$). ♀♀, die trotz des Versuches implantierten, scharrten signifikant weniger als ♀♀, die nicht implantierten ($p < 0,01$).

Es ist also an der Schartrate zu erkennen, welches ♀ trüchtig wird und welches nicht. ♀♀, die wegen der Anwesenheit fremder Artgenossen nicht implantierten, sind an der Schartrate nicht von denen zu unterscheiden, die wegen nichtsozialer Faktoren nicht implantierten.

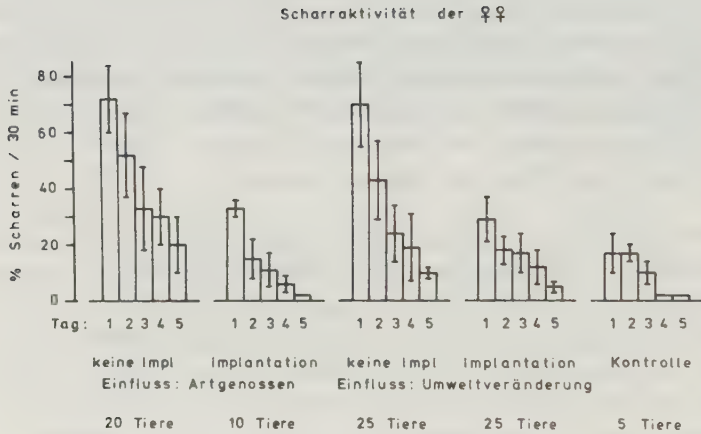


Abb. 6

Vom ersten bis zum fünften Tag nach der Kopulation gemessene durchschnittliche Scharraktivität mit Standardabweichungen von ♀♀, die bei Einfluß von Artgenossen implantierten bzw. nicht implantierten und von ♀♀, die bei Umweltveränderung implantierten bzw. nicht implantierten. Als Vergleich wurde die Scharraktivität von fünf Kontroll-♀♀ aufgetragen.

4. Der Prolactinspiegel zurückbildender ♀♀

Man weiß, daß der Geruch von ♂♂ die Ausbildung des Gelbkörpers verhindert. Das ♀ kann deshalb nicht trächtig werden und kommt wieder in Östrus (PARKES 1960; PARKES und BRUCE 1961).

Aber wie sich in den vorausgegangenen Versuchen gezeigt hat, können auch nichtsoziale Faktoren die Implantation verhindern. Nach diesen Experimenten kamen die ♀♀ jedoch erst nach einigen Wochen wieder in Östrus. Es könnte sein, daß diese ♀♀ den Gelbkörper etabliert haben ohne trächtig zu sein (Pseudoträchtigkeit). Bei einer funktionsfähigen Gelbkörper ist das Prolactin im Blut erhöht. Deshalb müßte eine Messung des Prolactinspiegels zeigen, ob diese Annahme berechtigt war.

Blutentnahme

Mit einer feinen Kapillare konnte den Tieren Blut (ca. 0,25 ml) aus dem Augenwinkel (Blutgeflecht hinter dem Augapfel) entnommen werden. Die Entnahme erfolgte am 3. Versuchstag bei den Versuchen: I 1, I 5, II 3, II 4 und II 5, und bei den Kontrollen (trächtige ♀♀) und bei alten ♀♀ (pseudoträchtig). Das Blut wurde zentrifugiert, danach das Plasma vorsichtig aufgezogen, in Röhrchen gefüllt und zur späteren Verwendung tiefgefroren.

Radioimmunologische Bestimmung

Mit Hilfe dieser Technik ist es möglich, den Prolactingehalt in kleinsten Plasmamengen (20 µl) festzustellen. Das Prinzip dieser Methode beruht auf der Antigen (=Hormon) - Antikörper-Reaktion. Die Technik ist bei NICOLL (1976) und WALKER und KEANE (1977) beschrieben.

Zur statistischen Absicherung der Daten wurde der Mann Whitney U-Test benutzt (SIEGEL 1956).

Ergebnis: Wie Abbildung 7 zeigt, hatten ♀♀, die bei sozialen Faktoren nicht implantierten, einen signifikant niedrigeren Prolactinspiegel als ♀♀, die wegen einer Umweltverän-

derung nicht implantierten ($p < 0,001$). Im Vergleich zu den Kontrollen (trächtige ♀♀) war der Prolactinspiegel der ♀♀ in Gegenwart von Artgenossen signifikant geringer ($p < 0,001$). Bei nichtsozialen Veränderungen dagegen war der Unterschied nicht signifikant ($p > 0,05$).

Die Hormonuntersuchung ergab also einen weiteren deutlichen Unterschied zwischen sozialen- und nichtsozialen Einflüssen: ♀♀, die bei Umweltveränderung nicht implantierten, besaßen offenbar einen voll funktionsfähigen Gelbkörper. Sie waren pseudoträchtig und deshalb für längere Zeit nicht fortpflanzungsfähig. Bei sozialem Einfluß dagegen bildete sich der Gelbkörper zurück, das ♀ konnte wieder in Östrus kommen.

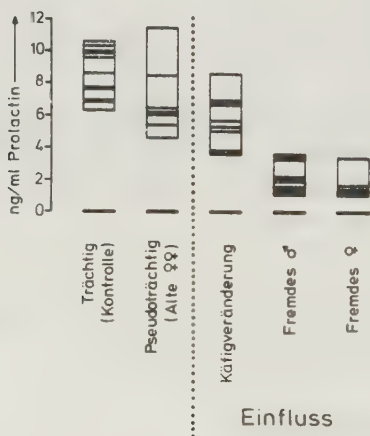


Abb. 7

Prolactinspiegel bei ♀♀, die einem fremden ♂, einem fremden ♀ und Käfigveränderungen ausgesetzt waren (Versuche) und der Prolactinspiegel bei trächtigen ♀♀, die unbeeinflusst blieben (Kontrolle) und bei alten ♀♀, die keinen Zyklus mehr zeigten (pseudoträchtig).



= Einzelwerte

= Bereich

= Einzelstrich ist die Nulllinie

E. EINFLUSS FREMDER ♂♂ AUF JUNGE UND SÄUGENDE ♀♀

1. Verhindert ein fremdes ♂ die Implantation bei einem säugenden ♀ ?

Bisher war der Einfluß sozialer und nichtsozialer Faktoren auf die Trächtigkeit an ♀♀ getestet worden, die keine Jungen säugten. Aber Nager-♀♀ sind meist zugleich trächtig und säugen Junge; denn die Tiere paaren sich sofort nach jeder Geburt (postpartum-Östrus). Unter natürlichen Bedingungen wären es also meist säugende ♀♀, bei denen die Implantation verhindert werden könnte. Deshalb sollte geprüft werden, ob ein F♂ die Implantation bei einem ♀ beeinflußt, das Junge säugt.

Durchführung: Nach der Kopulation wurde das F♂ entfernt. Das ♀ blieb mit den Neugeborenen im Abteil des Käfig Typ A. In das Nachbarabteil kam ein F♂.

Ergebnis: Die Implantation wurde bei keinem der 10 säugenden ♀♀ verhindert. Ein F♂ veranlaßt also ein säugendes ♀ nicht zur Rückbildung.

2. Töten fremde ♂♂ Junge ?

Ein ♂ könnte die Trächtigkeit also erst dann verhindern, wenn es auch die Neugeborenen tötete. Deshalb sollte das Verhalten der F♂♂ zu den Jungen untersucht werden.

Durchführung: In den Käfig von adulten, einzelnen ♂♂ wurden Junge in unterschiedlichen Entwicklungsstadien (1-10 Tage alt) hineingesetzt (20 Versuche). Um auch das Verhalten der ♂♂ zu den Jungen im fremden Käfig festzustellen, kam je ein ♂ (5 Versuche), in den Käfig der Jungen, nachdem das ♀ entfernt worden war. Das Verhalten der ♂♂ zu den Jungen wurde ei-

ne Stunde lang beobachtet.

Ergebnis: Kein σ war aggressiv gegenüber fremden Jungen. Die Jungen wurden kurz berochen und dann nicht mehr beachtet.

3. Einfluß fremder $\sigma\sigma$ auf Junge bei Anwesenheit der Mutter

Mit dem folgenden Versuch sollte geprüft werden, wie sich das σ bei Anwesenheit der Mutter zu den fremden Jungen verhält. Es wäre denkbar, daß erst durch Anwesenheit des $\varnothing$ im σ Aggressionen gegen die Jungen ausgelöst werden.

Durchführung: Das $P\sigma$ wurde entfernt und während oder kurz nach dem Werfen zu dem $\varnothing$ mit den Neugeborenen ein $F\sigma$ gesetzt. Das Verhalten des $F\sigma$ zu den Jungen wurde beobachtet und die Sägezeit der $\varnothing\varnothing$ am ersten Versuchstag in 30 min Protokollen aufgezeichnet. Die 10 Versuche endeten nach 5 Tagen oder wenn alle Jungen tot waren. Kontrolle I: Das $P\sigma$ blieb bei dem $\varnothing$ und den Neugeborenen, $n=10$; Kontrolle II: Das $\varnothing$ war mit den Neugeborenen allein, $n=10$.

Zur statistischen Absicherung der Daten wurde der Mann Whitney U-Test verwendet (SIEGEL 1956).

Ergebnis: 95 % aller Jungen starben in den ersten 5 Tagen des Versuches. Diese Mortalität der Jungen war signifikant höher als bei den Kontrollen ($p < 0,001$) (siehe Tabelle 2).

Die erhöhte Mortalität der Jungen im Experiment war offenbar eine Folge der Vernachlässigung durch das $\varnothing$. Die Sägezeit der $\varnothing\varnothing$ im Versuch war signifikant niedriger als bei den Kontrollen ($p < 0,001$) (siehe Tabelle 3).

Bedingungen	Anzahl der Jungen bei Geburt (10 Würfe)	Anzahl der Jungen nach 5 Tagen (10 Würfe)	Mortalität in % nach 5 Tagen
♀ J ♂ (Versuch)	48	4	95,0
♀ J ♂ (Kontrolle I)	50	48	4,0
♀ J (Kontrolle II)	48	45	6,25

Tab. 2

Mortalität der Jungen unter drei verschiedenen Bedingungen: ♀ zusammen mit Jungen (J) und fremdem ♂ (♂)
 ♀ mit Jungen und Partner-♂ (♂)
 ♀ allein mit Jungen

Bedingungen	Säugezeiten in %
♀ J ♂	15,27
♀ J ♂	92,87
♀ J	94,34

Tab. 3

Säugezeit von 10 ♀♀ (in % eines 30 min Protokolls) einen Tag nach der Geburt unter den gleichen Bedingungen wie in Tab. 2 (Symbole Tab. 2).

4. Einfluß fremder ♂♂ hinter einer Trennwand

Ist es die direkte Anwesenheit des P♂ im Käfig, die die Vernachlässigung der Jungen durch das ♀ bewirkt, oder hat auch ein P♂ hinter der Trennwand die gleiche Wirkung?

Durchführung: Nach der Geburt der Jungen wurde das P♂ aus dem Käfig (Typ A mit Trennwand) entfernt. Das ♀ mit den Neugeborenen verblieb im Käfigabteil, in das andere Abteil kam ein P♂. Nach 10 Tagen wurde das Gewicht der Jungen festgestellt. Die Säugezeit der ♀♀ während der 10 Tage wurde in täglichen 30 min Protokollen aufgezeichnet. Kontrollversuch: Nach dem Werfen kam das P♂ aus dem gemeinsamen Abteil in das Nebenabteil. Nach 10 Tagen wurden die Jungen ebenfalls gewogen.

Zur statistischen Absicherung der Daten wurde der Mann Whitney U-Test verwendet (SIEGEL 1956).

Ergebnis: Die Gewichtszunahme der Jungen, wenn sich im Nebenabteil das P♂ befand, war signifikant geringer als bei den Kontrollen ($p < 0,001$) (siehe Tabelle 4).

Die Säugezeit der ♀♀ war signifikant geringer, wenn ein P♂ im Nebenabteil war als wenn sich das P♂ in diesem Abteil befand ($p < 0,01$) (siehe Tabelle 5).

Nr. des Wurfes	Gewicht (g) der Jungen, wenn P♂ hinter Trennwand (Versuch)	Gewicht (g) der Jungen, wenn P♂ hinter Trennw. (Kontrolle)
1	20,80	33,05
2	28,82	34,66
3	22,15	30,63
4	26,89	32,22
5	22,45	38,03
6	12,99	38,78
7	18,78	29,42
8	16,25	29,52
9	12,03	36,07
10	11,07	35,73
	$\bar{x} = 19,22$ $s = \pm 6,13$	$\bar{x} = 33,81$ $s = \pm 3,38$

Tab. 4

Gewicht der Jungen (10 Tage alt), wenn nach der Geburt ein fremdes ♂ (Versuch) oder das Partner-♂ (Kontrolle) im Käfig hinter der Trennwand lebte.

g = Gramm

Alter der Jungen (Tage)	Säugezeit, wenn P♂ hinter Trennwand (Versuch)	Säugezeit, wenn P♂ hinter Trennwand (Kontrolle)
1	36,8	94,07
2	48,5	86,9
3	46,9	77,8
4	52,3	98,7
5	66,5	99,5
6	75,7	97,9
7	88,5	86,7
8	62,3	80,7
9	60,7	90,4
10	79,8	88,5
	$\bar{x} = 63,8$ $s = \pm 17,26$	$\bar{x} = 89,1$ $s = \pm 9,3$

Tab. 5

Durchschnittliche Säugezeit von 10 ♂♂ (in % eines 30 min Protokolls), wenn ein fremdes ♂ (Versuch) oder das Partner-♂ (Kontrolle) hinter der Trennwand im Käfig lebte.

F. DISKUSSION

Die Versuche zeigten, daß auch bei *Meriones unguiculatus* durch ein F♂ die Trächtigkeit verhindert werden kann. Jedoch ergaben weitere Untersuchungen Abweichungen von den bisher bekannten Eigenschaften des Bruce-Effektes, da bei *Meriones* auch durch andere Faktoren Implantationen verhindert werden konnten.

Vergleich zwischen dem Bruce-Effekt und der Rückbildung bei *Meriones*

Nicht nur ein F♂, sondern auch ein bekanntes ♂ verhinderte die Trächtigkeit. Dieser Befund zeigte, daß es nicht nur die Fremdheit eines ♂ ist, worauf das ♀ reagierte, sondern der geruchliche Kontakt zu einem ♂, mit dem es sich nicht gepaart hatte. Entscheidend bei dem Experiment war, daß das F♂ und das F♂ nie Kontakt zu einander gehabt hatten. Dieser Versuch wurde bisher nur mit *Meriones* durchgeführt. Aber die Arbeit von LOTT und HOPWOOD (1972) an der Labormaus ließ vermuten, daß das ♀ während der Kopulation "sensitiviert" wird: Je länger das ♀ mit dem Paarungs-♂ zusammen war, um so empfindlicher reagierte es danach auf den Geruch anderer ♂♂. Es blieben signifikant mehr ♀♀ von denen trächtig, die nur 3 Stunden mit dem Paarungs-♂ zusammen waren als ♀♀, die 24 Stunden mit ihm im gleichen Käfig waren.

Bei der Labormaus hatten andere ♀♀ keinen Einfluß auf die Trächtigkeit. Die Test-♀♀ waren mit ovariectomierten, juvenilen und adulten ♀♀ konfrontiert worden. Bei der Labormaus wurde deshalb der Bruce-Effekt als nur durch F♂♂ ausgelöster Implantationsblock beschrieben (BRUCE 1959, 1960 b, 1962, 1963). Bei *Meriones* verhinderten aber auch F♀♀ die Trächtigkeit. Auch bei *Peromyscus maniculatus* bewirkten F♀♀ einen Trächtigkeitsausfall, aber die Häufigkeit der Rückbildungen durch F♀♀ war signifikant geringer als die durch F♂♂ (BRONSON et al. 1963).

Bisher konnte nicht festgestellt werden, ob F♂♂ und F♀♀ von *Meriones* den Effekt durch die gleichen Reize be-

wirkten. Fest steht aber, daß es sich nicht um ein σ -spezifisches Pheromon bei Meriones handeln kann. Bei der Labormaus hatten testosteronbehandelte σ eine größere, kastrierte σ eine sehr geringe Wirkung (BRUCE 1959). Labormaus- σ mit Antiandrogen behandelt verhinderten die Implantation überhaupt nicht (BLOCH und WYSS 1973). Deshalb können bei der Labormaus Androgen oder entsprechende Abbauprodukte für den Bruce-Effekt verantwortlich gemacht werden.

Da bekannt ist, daß bei Aggressionen der ACTH-Spiegel steigt und ACTH wiederum einen hemmenden Einfluß auf gonadotrope Hormone ausübt (ENSOR 1978; GROSVENOR et al. 1965; NICOLL et al. 1960; SNYDER und TAGER 1967), besteht möglicherweise ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Aggression der $\sigma\sigma$ untereinander und ihrer Wirkung auf die Trächtigkeit eines anderen σ : Einander fremde Meriones- $\sigma\sigma$ sind besonders aggressiv und verhindern zu einem hohen Prozentsatz die Implantation. Labormaus- $\sigma\sigma$ sind überhaupt nicht aggressiv und beeinflussen auch nicht die Trächtigkeit. Peromyscus- $\sigma\sigma$ sind weniger aggressiv als Meriones und lösen zu einem geringen Prozentsatz die Rückbildung aus.

Käfigveränderungen hatten bei der Labormaus keine Wirkung auf die Implantation (BRUCE 1963). Meriones- $\sigma\sigma$ aber reagierten auf veränderte Umwelt mit Rückbildung. Das wurde auch bei Peromyscus maniculatus festgestellt (LEFTHERIOU et al. 1962). Auch wilde Hausmäuse (Mus musculus) reagierten mit Ausfall der Implantation auf Wechsel der Einstreu (CHIPMAN und FOX 1960).

Vergleich zwischen sozial- und nichtsozial bedingter Rückbildung

Die Verhinderung der Trächtigkeit bei Meriones durch Artgenossen ist von derjenigen durch Umweltveränderung deutlich verschieden. Der Einfluß der nichtsozia-

len Faktoren auf die Implantation war signifikant geringer als der von Artgenossen ausgehende (Versuch I 1, I 2, I 4, I 5). Außerdem kam nach einer Rückbildung durch nichtsoziale Veränderung das ♀ erst nach längerer Zeit (max. 110 Tagen) wieder in Östrus. Ähnliche Beobachtungen konnten auch bei *Mus musculus* gemacht werden. Nach durch Nahrungsentzug hervorgerufenem Trächtigkeitsblock kamen die ♀♀ erst wieder in Östrus, wenn sie Futter erhielten (BRUCE 1963; Mc CLURE 1958, 1959). Deutlich konnte durch die Hormonuntersuchung gezeigt werden, daß bei sozial- und nichtsozial bedingter Rückbildung zwei verschiedene Mechanismen wirkten.

Biologische Bedeutung der Rückbildungsversuche

Die Arbeit unterstützt nicht die Annahme von DAWKINS (1976), daß die Bedeutung Des Bruce-Effektes in der Erhöhung des Fortpflanzungserfolges der ♂♂ bestehen könnten. Denn ein ♂ kann die Implantation nur bei einem nicht-säugenden ♀ verhindern. Aber ein gerade gedecktes ♀ säugt im Normalfall auch Junge. Da die F♂♂ die Neugeborenen nicht töten, bleibt damit der implantationsverhindernde Einfluß der ♂♂ auf seltene Ausnahmen beschränkt. ♀♀ ohne Jungen jedoch reagierten in einem sehr hohen Prozentsatz auf ♂♂. Untersuchungen bei Labormäusen ergaben, daß ein ♀ den Geruch eines ♂ benötigt, um in einen fortpflanzungsbereiten Zustand zu kommen (LEE und BOOT 1955, 1956; WHITTEN 1957, 1959; WHITTEN et al. 1968). Somit könnte der Bruce-Effekt ein Spezialfall des von Whitten beschriebenen Effektes sein: Ein ♀, das gerade kopuliert hat, reagiert etwa noch 5 Tage lang, bis die Eier implantiert sind, wie jedes nichtträchtige ♀ auf ♂-Geruch, es kommt in Östrus. Dieses Argument wird unterstützt durch das Resultat, daß das ♀ auf alle ♂♂ mit einer neuen Ovulation reagiert, außer auf den Kopulationspartner und dasjenige ♂, das mit diesem den gleichen Käfig bewohnte.

Da ein gedecktes und säugendes *Meriones*-♀ in einer festen Familien- oder Paareinheit lebt, hat das ♀ nur mit

diesen Familienmitgliedern Kontakt. Das Auftreten fremder Artgenossen würde immer eine Bedrohung und aggressive Auseinandersetzungen bedeuten. Der Geruch fremder ♂ zusammen mit dem Verlust der Jungen könnte dem ♀ als Information dafür dienen, daß die Situation zum Junge-Produzieren ungünstig ist. Die Rückbildung wäre damit eine Adaption des ♀ an schlechte Bedingungen. Diese Argumentation wird durch das Versuchsergebnis unterstützt, daß sowohl F♂ als auch F♀ die Rückbildung auslösen konnten.

Auch die Rückbildung durch veränderte nichtsoziale Umwelt kann eine Reaktion auf ungünstige Bedingungen zum Jungewerfen sein, wobei jedoch die Fortpflanzungsfähigkeit bei *Meriones* über längere Zeit völlig verhindert wird. Eine ähnliche Wirkung auf die Reproduktion wurde schon oft und bei den verschiedensten Tierarten untersucht: Einfluß von Kälte auf die Fortpflanzung bei *Mus musculus* (BARNETT 1961; BARNETT et al. 1965), Rückbildung von Embryos bei Fledermäusen durch Nahrungsmangel (BRADBURY und VEHRENCAMP 1977), Anöstrus durch Trockenheit und fehlendes Futter beim Roten Känguruh (*Megaleia rufa*; NEWSOME 1974).

G. ZUSAMMENFASSUNG

Bei *Meriones unguiculatus* konnte, wie beim Bruce-Effekt der Labormaus, festgestellt werden, daß fremde ♂ die Implantation bei einem gerade gedeckten ♀ verhindern. Auch die Gegenwart des Partner-♂ schützte das ♀ nicht vor dem Einfluß des fremden ♂. Aber die Annahme, daß die biologische Bedeutung des Bruce-Effektes in der Erhöhung des Fortpflanzungserfolges der ♂ bestehen könnte, wurde nicht bestätigt; denn ein ♀ wäre nur in den Ausnahmefällen beeinflussbar, wenn es keine Jungen säugt (zum Beispiel zu Beginn der Fortpflanzungs-saison im Jahr, zu Beginn der Fortpflanzungszeit im Leben eines ♀ und wenn die Jungen umgekommen sind). Die Bedeutung des Effektes wird dagegen als Spezialfall des Whitten-Effektes diskutiert. Aber auch als Reaktion auf ungünstige Umweltbedingungen (Verteidigung des Territoriums gegen fremde Artgenossen) könnte der Effekt interpretiert werden. Daß sowohl fremde ♂ als auch fremde ♀♀ die Implantation verhinderten, unterstützt diese Argumentation.

Die Rückbildung durch nichtsoziale Faktoren muß von der sozial bedingten Rückbildung unterschieden werden, da zwei unterschiedliche Mechanismen wirken.

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. Wickler danke ich für Überlassung des Themas und ständige Unterstützung bei Fertigstellung der Arbeit. Frau Dr. U. Seibt stellte mir das Tiermaterial zur Verfügung und gab mir wertvolle Ratschläge bei den Tierexperimenten. Dr. U. Reyer, Dr. J. Lamprecht, H. Birke und C. Rechten halfen mir durch kritische Durchsicht des Manuskriptes. C. Kasche danke ich für die Entnahme der Blutproben, M. Hall und J. Wozniak für die Hilfe bei der Prolactinbestimmung, H. Birke für die Zeichnung der Abbildungen und Herrn Klein für seine Ratschläge bei statistischen Problemen. Alle Mitarbeiter in Seewiesen trugen durch anregende Diskussionen wesentlich zur Arbeit bei.

H. LITERATURVERZEICHNIS

- Agren, G. (1976): Social and territorial behaviour in the mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) under seminatural conditions. *Biology of Behaviour* 1, 267-285.
- Allen, G.M. (1940): Natural history of Central Asia. The mammals of china and mongolia. New York, pp. 781-785.
- Allen, E. (1922): The oestrus cycle in the mouse. *The american Journal of Anatomy* 30, 297-299.
- Angst, W., und D. Thommen: New data and a discussion of infant killing in old world monkeys and apes. *Folia primatol.* 27, 198-229, (1977).
- Balin, H., und S. Gasser (1972): Reproductive biology. *Excerpta Medica Amsterdam*.
- Bannikov, A.G. (1954): The places inhabited and natural history of *Meriones unguiculatus*. *Mammals of the mongolian peoples republic*, pp. 410-415.
- Barfield, H.A., und E.A. Beeman (1968): The oestrus cycle in the mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *J. Reprod. Fert.* 17, 247-251.
- Barnett, S.A.: Some effects of breeding mice for many generations in a cold environment. *Proc. R. Soc. Lon.* 155, 115-135 (1961).
- Barnett, S.A., und M.J. Little (1965): Maternal performance in mice at -3°C food consumption and fertility. *Proc. R. Soc. Lond.* 162, 492-501.
- Bloch, S., und H.J. Wyss (1973): An antiandrogen (Cyproterone acetate) inhibits the pregnancy-block in mice caused by the presence of strange males (Bruce-Effect). *J. Endocrinol.* 59, 365-366.
- Bradbury, J.W., und S.L. Vehrencamp: Social organization and foraging in emballonid bats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2, 19-29 (1977).
- Bronson, F.H., und V.M. Chapman (1968): Adrenal-oestrus-relationship in grouped or isolated female mice. *Nature*, 218, 483-484.
- Bronson, F.H., und B.E. Eleftheriou (1963): Influence of strange males on implantation in the deermouse. *Gen.*

Comp. Endocrinol. 3, 515-518.

- Bronson, F.H., H.E. Dezell und B.E. Eleftheriou (1969): Strange male pregnancy block in deermice: Prolactin and adrenocortical hormones. Biol. Reprod. 1, 302-306.
- Bronson, F.H., B.E. Eleftheriou und E.J. Garick (1964): Effects on intra- and interspecific social stimulation on implantation in deermice. J. Reprod. Fert. 8, 23-27.
- Brown, R.Z. (1953): Social behavior, reproduction and population changes in the Mouse mouse. Ecological Monographs Vol. 23, 217-240.
- Bruce, H.M. (1959): An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. Nature, 184, 105-106.
- Bruce, H.M. (1960 a): Further observations on pregnancy block in mice caused by the proximity of strange males. J. Reprod. Fert. 1, 311-312.
- Bruce, H.M. (1960 b): A block to pregnancy in the mouse caused by proximity of strange males. J. Reprod. Fert. 196-203.
- Bruce, H.M. (1961): An olfactory block to pregnancy in mice. Proc. IV. Inst. Conf. An. Rep.
- Bruce, H.M. (1962): Continued suppression of pituitary luteotrophic activity and fertility in the female mouse. J. Reprod. Fert. 4, 313-318.
- Bruce, H.M. (1963): A comparison of olfactory stimulation and nutritional stress as pregnancy-blocking agents in mice. J. Reprod. Fert. 6, 221-227.
- Bruce, H.M., und A.S. Parkes (1960): Hormonal factors in exteroceptive block to pregnancy in mice. Jour. Endocrin. 20, 29-30.
- Bruce, H.M., und A.S. Parkes (1965): Pheromones and their role in mammalian fertility. Agents Affecting Fertility. Churchill, London, p. 124.
- Bruce, H.M., und D.M.V. Farrott (1960): Role of olfactory sense in pregnancy-block by strange males. Science, 131, 1526.
- Pygott, D. (1972): Cannibalism among wild chimpanzees. Nature, 238, 410-411.
- Chipman, R.K., und K.A. Fox (1966): Estrus synchroniza-

- tion and pregnancy blocking in wild house mice. J. Reprod. Fert. 12, 233- 236.
- Clulow, F.V., und J.R. Clarke (1968): Pregnancy-block in *Microtus agrestis* an induced ovulator. Nature, 219, 511.
- Clulow, F.V., und P.E. Langfort (1971): Pregnancy-Block in the meadow vole. J.Reprod. Fert. 24, 275-277.
- Collias, N.E., und C.H. Southwick (1952): A field study of population density and social organization in howling monkeys. Proc. Amer. Phil. Soc. 96, 143-156.
- Crowcroft, P. (1955): Territoriality in wild house mice. J. Mamm. 36, 299-301.
- Crowcroft, P., und F.P. Rowe (1963): Social organization and territorial behaviour in the wild house mouse. Proc. Zool. Soc. Lond. 140, 517-531.
- Dawkins, R. (1976): The selfish gene. Oxford University Press.
- Dominic, C.J. (1964): Source of the male odour causing pregnancy block in mice. J. Reprod. Fert. 8, 266.
- Dominic, C.J. (1965): The origin of the pheromones causing pregnancy block in mice. J.Reprod. Fert. 10, 469.
- Dominic, C.J. (1966 a): Reserpine, Inhibition of olfactory blockade of pregnancy in mice. Science, 152, 1764-1765.
- Dominic, C.J. (1966 b): Observations on the reproductive pheromones of mice. J. Reprod. Fert. 11, 407-414.
- Dominic, C.J. (1966 c): The inhibition of the olfactory block in mice by the administration of exogenous Progesterone. Naturwiss. 53, 310-311.
- Dominic, C.J. (1967): Effect of ectopic pituitary grafts on the olfactory block to pregnancy in mice. Nature, 25, 1242.
- Eibl-Eibesfeldt, J. (1956): Beiträge zur Biologie der Haus- und Ährenmaus. Nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. Z. Tierpsychol. 7, 78-85.
- Eleftheriou, B.C., F.M. Bronson, und M.X. Zarrow (1962): Interaction of olfactory and other environmental stimuli on implantation in the deermouse. Science, 137, 764.

- Ensor, D.M. (1978): Comparative endocrinology of prolactin. ed. by Chapman and Hall, London. A Halsted Press Book John Wiley, New York.
- Fairbairn, D.J. (1978): Behaviour of dispersing deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 265-282.
- Fiedler, U. (1973): Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen in Gefangenschaft. *Z. Säugetierkunde* 38, 321-340.
- Fossey, D. (1976): Transcript of the great apes. L.S.B. Leakey Foundation News 6, 4-5.
- Frank, F. (1953): Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen. *Zool. Jb.* 82, 95-136.
- Frank, F. (1956): Fünf Jahre Zyklenforschung an einheimischen Kleinsäugetern. *Natur und Jagd in Niedersachsen* p. 88-95.
- Gallup, G.G., und M.S. Waite (1970): Some preliminary observations on the behavior of mongolian gerbils under seminatural conditions. *Psychon. Sci.* 20, 25-26.
- Ginsburg, H.J., und W.G. Braud (1970): Changes in preference for cage environments following habituation and shock in the mongolian gerbil. *Psychon. Sci.* 21, 183-184.
- Ginsburg, H.J., und W.G. Braud (1971): A laboratory investigation of aggressive behavior in the mongolian gerbil. *Psychon. Sci.* 21, 183-184.
- Godowicz, B. (1970): Influence of the genotype of males on pregnancy-block in inbred mice. *J. Reprod. Fert.* 23, 237-241.
- Goodall, J. (1977): Infant killing and cannibalism in free-living chimpanzees. *Folia primatol.* 28, 259-282.
- Grosvenor, C.E. (1965): Effects of nursing and stress upon prolactin inhibiting activity of rat hypothalamus. *Endocrinology* 77, 1037.
- Healey, W.D. (1967): Aggression and self regulation of population size in deer mice. *Ecology* 48, 377-392.
- Heisler, C. (1979): "K- bzw. r-Selection" in Verbindung mit "Matriarchat" bzw. "Patriarchat" bei der mongo-

- lischen Rennmaus und der Vielzitzenmaus. Säugetierkundliche Mitteilungen 27, 76-80.
- Hrdy, B.S. (1974): Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia primatol.* 22, 19-58.
- Hrdy, B.S. (1976): Care and exploitation of non human primate infants by conspecifics other than the mother. *Advances in the study of behaviour* 6, 101-158. Academic Press New York.
- Hrdy, B.S. (1977): Infanticide as a primate reproductive strategy. *Am. Sci.* 65, 40-49.
- Königstein, H. (1907): Veränderungen der Genitalschleimhaut während der Gravidität und der Brunst bei einigen Nagern. *Archiv für gesammte Physiologie* 119, 553.
- Lee, S., und L.M. Boot (1955): Spontaneous pseudopregnancy in mice. *Acta physiol. pharm.* 4, 442.
- Lee, S., und L.M. Boot (1956): spontaneous pseudopregnancy in mice. *Acta physiol. pharm.* 5, 213.
- Long, J.A., und H.M. Evans (1920): A characteristic sign of pregnancy in the rat dedetectable from thirteenth to the sixteenth day. *Anat. Rec.* 18, 249.
- Lott, D.F., und J.H. Hopwood (1972): Olfactory pregnancy-block in mice. An unusal response. *Anim. Behav.* 20, 263-267.
- Mallory, F.F., und F.V. Clulow (1977): Evidence of pregnancy failure in the wild meadow vole *Microtus pennsylvanicus*. *Can. Journ. of Zool.* 55, 1-17.
- Marston, I.H., und M.C. Chang (1966): The morphology and timing of fertilization and early cleavage in the mongolian gerbil and deermouse. *J. Embryol. exp. Morph.* 15, 169.
- Mc Clure, T.J. (1958): Temporary nutritional stress and infertility in mice. *Nature* 181, 1132.
- Mc Clure, T.J. (1959): Temporary nutritional stress and infertility in female mice. *J. Physiol.* 147, 221.
- Milligan, S.R. (1976): Pregnancy blocking in the vole, *Microtus agrestis*. *J. Reprod. Fert.* 46, 91-95.

- Mohnot, S.M. (1967): Some aspects of social changes and infant-killing in the hanuman langur (*Presbytis entellus*). *Mammalia* 35, 175-199.
- Newsome, A.E. (1974): Anoestrus in the red kangaroo (*Macgaleia rufa*) in central Austria. *Austr. J. Zool.* 12, 9-17, 1974.
- Nicoll, C.S., Talwalker, P.K., und J.M. Meites (1960): Initiation of lactation in rats by nonspecific stress. *Am. J. Physiol.* 198, 1103-1106.
- Parkes, A.S. (1960): The role of odorous substances in mammalian reproduction. *J. Reprod. Fert.* 1, 314-322.
- Parkes, A.S., und H.M. Bruce (1961): Olfactory stimuli in mammalian reproduction. *Science* 134, 1049-1054.
- Roper, J., und E. Polioudakis (1978): The behaviour of mongolian gerbil in a semi-natural environment, with special reference to ventral marking dominance and sociability. *Behaviour* 10, 3-4.
- Rudran, R. (1973 a): Adult male replacement in one-male troops of purple-faced langurs. *Folia primatol.* 19, 166-192.
- Rudran, R. (1973 b): The reproductive cyclus of two subspecies of purplefaced langurs (*Presbytis senex*) with relation to environmental factors. *Folia primatol.* 19, 41-60.
- Sachs, L. (1978): *Angewandte Statistik*. Springer Verlag Berlin.
- Salzmann, R.C. (1963 a): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von *Meriones shawi*. *Rev. Suisse. Zool.* 70, 343-452.
- Salzmann, R.C. (1963 b): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von *Meriones shawi*. Inauguraldiss.
- Schaller, G.B. (1972): *The serengeti lion*. University of Chicago Press.
- Siegel, S. (1956): *Nonparametric Statistics, for the Behavioral sciences*.
- Schulte, R. (1977): Ein Mausoleum für sie; Verhaltensstudien an Rennmäusen. *Aquarien Magazin*, 11, 472-477.

- Snyder, R.L., und N.E. Taggart (1967): Effects of adrenalectomy on male-induced pregnancy block in mice. *J. Reprod. Fert.* 14, 451-455.
- Stockard, C.R., und P.Papanicolaou (1917): The existence of a oestrus cycle in the guinea-pig with a study of its histological and physiological changes. *The american Journal of anatomy* 22, 225.
- Struhsaker, T.T. (1977): Infanticide and social organization in the redbellied monkey (*Ceropithecus ascanius schmidti*). *Z. Tierpsychol.* 45, 75-84.
- Sugiyama, Y. (1965): On the social change of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in their natural conditions. *Primates* 6, 381-417.
- Sugiyama, Y. (1967): Social organization of Hanuman langurs. *Social Communication among primates* ed. S. Altman Univ. of Chicago Press.
- Tanimoto, K. (1943): Ecological studies on plague-carrying animals in Manchuria. *Dobutsyga Zasshi Zool. Mag.* 55, 111-127.
- Terman, R. (1969): Pregnancy failure in female prairie deer mouse relate to parity and social environment. *Anim Behav.* 17, 104-108.
- Thiessen, D.D., und M. Dawber (1972): Territorial exclusion and reproductive isolation. *Psychon. Sci.* 28, 158-160.
- Thiessen, D.D., und P. Yahr (1977): The gerbil in behavioral investigation; Mechanism of territoriality and olfactory Communication University of Texas Press.
- Wickler, W., und U. Seibt (1977): *Prinzip Eigennutz*. Hoffman und Campe.
- Walker, E.P. (1975): *Mammals of the world*. The Hopkins University Press, Baltimore p. 857.
- Walker, W.H.C., und P.M. Keane (1977): Theoretical aspects of radioimmunoassay. In: *Handbook of Radioimmunoassay*, G.E. Abraham, ed. pp. 87-130. Marcel Dekker, Inc., New York.
- Whitten, W.K. (1956): Modification of the oestrus cyc-

le of the mouse by external stimuli associated with the male. J. Endocrinol. 13, 399.

Whitten, W.K. (1957): Effect of exteroceptive factors on the oestrus cycle in mice. Nature, 180, 1457.

Whitten, W.K. (1959): Occurrence of anoestrus in mice caged in groups. J. Endocrinol. 18, 192.

Whitten, W.K., F.H. Bronson und J.R. Greenstein (1960): Estrus-inducing pheromones of male mice; Transport by movement of air. Science, 136, 584-585.

LEBENS LAUF

Name	Carmen Rohrbach
geboren	16.7. 1948 in Bischofswerda
Wohnsitz	8031 Geiselbullach, Sägmühlstr. 6d
Familienstand	ledig
Eltern	Heinz Rohrbach Gudrun Rohrbach, geb. Barchmann
Schul Ausbildung	Grundschule von 1955-1963 in Freyburg Erweiterte Oberschule in Bischofswerda Abitur 1967
Studium	In Greifwald 1967-1969 Biologie. In Leipzig 1969-1974 Tierphysiologie. Diplomarbeit über das Thema "Die intra- und externalen neurosekretorischen Fasern bei der Taube (Columba livia domestica)
Doktorarbeit	Durchführung seit Juli 1977 unter Anleitung von Prof. Dr. W. Wickler im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, 8131 Seewiesen

